鳞翅目昆虫化学感受器及其感受机理新进展

杨　慧，严善春*，彭　璐

（东北林业大学林学院，哈尔滨 150040）

摘要：鳞翅目昆虫化学感受器是鳞翅目昆虫化学通讯的主要工具，将种间、种内及无机环境各种化学信息联系起来，从而使昆虫做出相应的行为反应。本文综述了鳞翅目昆虫化学感受器的类型及化学感受机理新进展，包括嗅觉途径、嗅觉感受相关蛋白、信息传导、编码、加工处理、整合输出、感受谱及味觉感受机理，为探索利用鳞翅目昆虫行为控制剂来监测、防治鳞翅目害虫提供理论依据。

关键词：鳞翅目；嗅觉感受器；嗅觉感受机理；嗅觉感受相关蛋白；味觉感受器；味觉感受机理；化学通讯

中图分类号：Q965　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2008)02-0204-12

Chemosensilla and chemical sensory mechanisms in Lepidoptera

YANG Hui，YAN Shan-Chun*，PENG Lu (College of Forestry，Northeast Forestry University，Harbin 150040，China)

Abstract：The chemosensilla are the main tools for chemicial commumications in Lepidoptera，which would link all kinds of chemical informations among interspecies，intraspecies and inorganic environment，and then make the insects take corresponding behavioral responses. This article summarizes the chemosensilla types and recent advances in chemical sensory mechanisms in Lepidoptera，including olfaction pathways，relevant proteins，information conduction，encoding，processing，synthesis，export，receptive ranges and gustation mechanisms，providing a theoretical basis for monitoring and exploring behavior-control agent to lepidopteran pest management.

Key words：Lepidoptera；olfaction sensilla；olfaction mechanism；relavant proteins of olfaction；gustation sensilla；gustation mechanism；chemical communication

鳞翅目昆虫的化学通讯一直是化学生态学研究的一个热点问题，多数鳞翅目昆虫尤其蛾类是依靠种特异的性信息素通讯和识别精细的寄主植物挥发物来寻找寄主，完成种群繁衍、形成生殖隔离的。化学感受器在鳞翅目昆虫化学通讯中发挥了重要作用，是鳞翅目昆虫与外界信息交流的最小功能单位，具有不同的形状和功能。鳞翅目昆虫化学感受器均为有孔类型的感受器，按照功能主要分为嗅觉感受器和味觉感受器（又称接触化学感受器）两大类。嗅觉感受器通过远距离感知寄主植物的挥发性次生物质，昆虫在与植物接触后，通过味觉感受器感知植物中营养成分、取食刺激素或抑制素的质、量的差别，从而做出相应的选择（尹淑艳和孙绪艮，2000）。随着先进的实验技术逐步应用到鳞翅目昆虫的研究中，如气相色谱-触角电位耦合技术（GC-EAD）（Asaro *et al*.，2004）、气相色谱-单细胞记录耦合技术（GC-SCR）（Wibe，2004；Røstelien *et al*.，2005）、光学构象（Skiri *et al*.，2004）、多元记录（Christensen *et al*.，2000）等，揭示鳞翅目昆虫化学感受机理、与植物化学信息联系的研究也逐步深入。但迄今为止，有关昆虫感受器及感受机理的报道较零散，尚未有将鳞翅目昆虫化学感受机理的国内外最新研究进展作一系统、全面的总结，因此，本文综述了鳞翅目昆虫的化学感受器类型及其化学感受机理，为阐明鳞翅目昆虫行为反应本质，探索利用昆虫行为控制剂防治害虫奠定理论基础，也对从事相关研究的人员能更好的从整体上把握该领域的最新研究动态有一定的参考价值。

基金项目：黑龙江省重点基金项目（ZJN0603-01）；黑龙江省科技攻关项目（GB06B304-4）

作者简介：杨慧，女，1982 年生，硕士研究生，昆虫化学生态学研究方向，E-mail：yanghui9510@126.com

* 通讯作者 Author for correspondence，Tel.：0451-82191825；E-mail：yanshanchun@126.com

收稿日期 Received：2007-04-27；接受日期 Accepted：2007-09-21

1　鳞翅目昆虫嗅觉感受器及其感受机理

1.1　嗅觉感受器的类型

高度灵敏的嗅觉对鳞翅目昆虫的生存和适应环境具有重要作用，研究嗅觉感受器的形态、结构与功能是探索鳞翅目昆虫嗅觉行为和识别机制的必要前提。鳞翅目昆虫的嗅觉感受器主要分布在触角上，剪去触角的落叶松毛虫 *Dendrolimus superans*，失去了对寄主植物定向反应并且严重影响在寄主植物上的产卵（刘英胜，2006）。在雄性西非蛀茎夜蛾 *Sesamia nonagrioides* 触角中鉴定出嗅觉感受神经元，其 A、B 两种类型感器都含有对性信息素敏感的感觉细胞（Quero *et al*.，2004）。这些事实都说明触角是鳞翅目昆虫感受外部信号的重要器官。综合前人研究，鳞翅目昆虫司嗅觉功能的感受器按照外部形态主要有毛形感器（trichodea sensilla）、锥形感器（basiconica sensilla）、腔锥形感受器（coeloconica sensilla）、耳形感器（auricillica sensilla）、媒介感器（intermedia sensilla）、巨大感器（giant sensilla）等（Schneider，1964；吴才宏，1993；Dey，1999；Anderson *et al*.，2000；Laue，2000；马瑞燕和杜家纬，2000；Ansebo *et al*.，2005）。

1.2　嗅觉感受机理

1.2.1　嗅觉途径：目前较为认同的有三种嗅觉途径（图 1），一种是 IP3 途径：气味分子从感受器表面通过孔道进入孔腔，孔腔内充满感受器淋巴液，气味结合蛋白运载气味分子通过淋巴液，到达感受器树突膜上的受体位点，嗅觉受体是一类膜蛋白，夜蛾科、天蚕蛾科、蚕蛾科、卷蛾科的嗅觉受体已为人所知（Krieger *et al*.，2003，2004；Newcomb *et al*.，2003），高度特异性的受体被激活，蛋白质的构象发生改变（Campanacci *et al*.，2003），使与嗅觉受体偶联的相关 G 蛋白（鸟苷酸结合蛋白，guanine nucleotide-binding regulatory protein）迅速激活磷酸酯酶 C（phospholipase C，PLC），引发肌醇二磷酸（inositol biphosphate，IP2）水解生成胞内的第二信使肌醇三磷酸（inositol triphosphate，IP3）和二酰甘油（diacylglycerol，DAG）（娄永根和程家安，2001；Jacquin-Joly and Merlin，2004）。利用光学构象研究蛾类中枢神经系统的气味编码表明，高浓度的 IP3 可能使树突膜上对 IP3 敏感的非特异性阳离子如 Ca^{2+} 通道打开，造成阳离子内流，致使膜电位发生变化，细胞产生去极化作用，产生一个受体电位（Carlsson，2003）。Ca^{2+} 浓度逐渐升高到一定阈值时又使对 Ca^{2+} 敏感的 K^{+} 通道开放，与对电压敏感的 K^{+} 通道一起造成嗅觉受体神经元的进一步去极化（雷宏等，2005）。

另一种是 cAMP 途径：即气味分子与受体结合，激活 α 亚型 G 蛋白，G 蛋白包含 α、β、γ 3 种亚型，α 亚型被认为有激活蛋白受体的作用，并从甘蓝夜蛾 *Mamestra brassicae* 触角中分离鉴定出一种鳞翅目 α 亚型 G 蛋白（Jacquin-Joly *et al*.，2002），刺激腺苷酸环化酶（adenylate cyclase Ⅲ，AC）催化三磷酸腺苷（adenosine triphosphate，ATP）生成环腺苷酸（cyclic adenosine monophosphate，cAMP），引发环化核苷通道（cyclic nucleotide-gated）的开放，允许 Ca^{2+} 和 Na^{+} 等阳离子进入，从而使细胞产生去极化作用，胞内 Ca^{2+} 浓度增高又激活 Cl^{-} 通道开放，使细胞进一步去极化，这可能是因为嗅神经元中 Cl^{-} 浓度较高，在 Ca^{2+} 激活 Cl^{-} 通道时从胞内流出 Cl^{-}（Breer，2003；Korsching，2004）。

第三种解释即借助于对果蝇感受机理的研究，涉及以上两种途径：气味分子结合感受器树突膜上的 G 蛋白偶联受体，受体蛋白构象发生改变，能够与异源的 G 蛋白相互作用，导致 G 蛋白 α 亚型的释放，从而激活腺苷酸环化酶（AC）和磷酸酯酶 C（PLC）。AC 催化 ATP 生成第二信使 cAMP，PLC 引发肌醇二磷酸（IP2）水解生成胞内的第二信使肌醇三磷酸（IP3）和二酰甘油（DAG）。cAMP 和 IP3 均能够打开 Ca^{2+} 和 Na^{+} 通道，导致离子内流，引发膜的去极化作用，最终诱发影响神经信号的动作电位的产生（Ruebenbauer，2006）。

鳞翅目昆虫嗅觉感受机理与果蝇嗅觉感受机理具有相似性，有人用催化剂氟化钠激活 G 蛋白，用二酰甘油类似物 DOG 模仿二酰甘油 DAG，这两种物质在家蚕触角中引发的神经脉冲与较弱而连续的气味分子刺激引发的神经脉冲相似，且都能够激活雌雄两性蛾类的嗅觉感受神经元，开启离子通道。在雄虫中对性信息素敏感的神经元和雌虫中对一般气味敏感的神经元中都涉及信息传导过程（Pophof and van der Goes van Naters，2002）。鳞翅目昆虫 G 蛋白 α 亚型通过与 G 蛋白偶联受体作用进行嗅觉信号传导，激发 cAMP 和 IP3 两种不同的第二信使途径。G 蛋白 α 亚型在甘蓝夜蛾成虫触角毛形感器神经元里表达，认为与性信息素识别有关，具有嗅觉作用（Jacquin-Joly *et al*.，2002）。家蚕两种嗅觉受体在雄蛾触角中一对邻近的性信息素敏感神经元中互相专

性表达：一个神经元调谐家蚕醇，即性信息素，另一个调谐家蚕醛，即其氧化形式，两种信息素嗅觉受体共同表达，刺激打开非特异性阳离子通道(Nakagawa *et al*., 2005)。**编码家蚕醇受体的特异性** G **蛋白偶联嗅觉受体基因，在雄蛾蛹期和成虫阶段在性信息素受体神经元中特异表达**(Sakurai *et al*., 2004)。

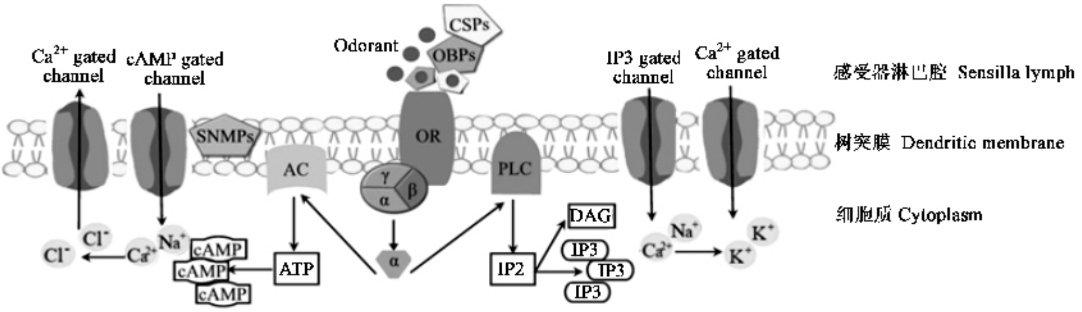

图 1 **鳞翅目昆虫嗅觉感受** [**参考** Korsching(2004)**和** Ruebenbauer(2006)]

Fig. 1 Olfactory reception of Lepidopteran [designed according to Korsching (2004) and Ruebenbauer (2006)]

OR：**嗅觉受体** Odorant receptor；AC：**腺苷酸环化酶** Adenylate cyclase Ⅲ；ATP：**三磷酸腺苷** Adenosine triphosphate；PLC：**磷酸酯酶** C Phospholipase C；IP2：**肌醇二磷酸** Inositol biphosphate；IP3：**肌醇三磷酸** Inositol triphosphate；DAG：**二酰甘油** Diacylglycerol；cAMP：**环腺苷酸** Cyclic adenosine monophosphate；OBPs：**气味结合蛋白** Odorant binding proteins；CSPs：**化学感受蛋白** Chemosensory proteins；SNMPs：**感觉神经元膜蛋白** Sensory neuron membrane proteins；α，β，γ：G **蛋白亚型** Subtypes of G-proteins；Cl^-，Na^+，Ca^{2+}，K^+：**离子通道** Ion channels.

1.2.2 嗅觉感受相关蛋白：

(1)气味结合蛋白：昆虫感受器中的气味结合蛋白(odorant-binding proteins，OBPs)**与气味分子的识别有关，在鳞翅目昆虫中发现如下** 3 **类气味结合蛋白：性信息素结合蛋白**(pheromone-binding protein，PBP)，**多存在于鳞翅目昆虫雄性触角毛形感受器中，但有些雌性个体也有表达**(Vogt，2005)；**普通气味结合蛋白**(general odorant-binding protein，GOBP)，**多分布于对寄主气味敏感的锥形感受器**(Kalinová *et al*., 2001)；**触角结合蛋白** X(antennal binding proteins X，ABPXs)(Maida *et al*., 2005)，**多分布于毛形感器中**(Jansen，2005)。OBPs **的存在具有普遍性，同一类型的感受器可以表达不同的** OBPs，**在烟草天蛾** *Manduca sexta* **触角中，上述几种气味结合蛋白均有表达**(Nardi *et al*., 2003)。**免疫细胞化学表明，**PBP、GOBP、ABPX **在家蚕雌雄性触角毛形感器、锥形感器中有不同的标记模式**(Maida *et al*., 2005)。**总体来讲，鳞翅目昆虫中气味结合蛋白的功能包括：识别配体，有选择性地与特定的气味分子结合；溶解、运输脂溶性气味分子通过亲水性淋巴液到达受体部位，激活嗅觉感受神经元；清除、减少有害物质；使气味分子失活；有些甚至能影响蜕皮酮滴度，从而影响嗅觉系统的正常发育**(Kowcun *et al*., 2001；**王桂荣等**，2002；Honson *et al*., 2003；Kaissling，2004)。**关于** OBPs **的研究由来已早，这里就不再一一详述。**

(2)化学感受蛋白：化学感受蛋白(chemosensory proteins，CSPs)，**又称感受器官蛋白**(sensory appendage proteins，SAPs)**或果蝇** OS-D(olfactory specific D)**类似蛋白**(Wanner *et al*., 2004)，**是一类分子量小、水溶性大，能够结合运输脂溶性信息化合物的酸性可溶性蛋白，广泛分布于昆虫各种化学感受器，感受传导外界化学因子刺激。根据氨基酸序列不同可分为** CSP1、CSP2、CSP3。**尽管** CSPs **与** OBPs **有着相似的嗅觉功能，二级结构都主要为** 6 **个** α-**螺旋结构，但是两者的分布不同，蛋白折叠不同，与配体结合、释放的机制不同，因而是不同的两类蛋白：气味结合蛋白序列中有** 6 **个保守的半胱氨酸残基，形成** 3 **个二硫键，约有** 140 ~ 150 **个氨基酸，分子量在** 14 ~ 16 kD **左右，多聚体，有翻译后修饰，主要在嗅觉感受器淋巴液中表达；化学感受蛋白只有** 4 **个保守的半胱氨酸残基，形成** 2 **个二硫键，约有** 110 **个氨基酸，比气味结合短，分子量在** 12 ~ 13 kD **左右，单体，与气味结合蛋白没有同源性，没有翻译后修饰**(Mosbach *et al*., 2003；Picimbon，2003；Jansen，2005；Pelosi *et al*., 2005；**刘金香等**，2005；Pelosi *et al*., 2006)。

在鳞翅目昆虫中，CSPs **可在喙、胸、腹、足以及触角等的各种化学感受器官中表达，包括缺乏味觉或嗅觉感受的器官，能够结合更广泛的化学物质。云杉卷叶蛾** *Choristoneura fumiferana* **各虫态都有化学感受蛋白表达**(Wanner *et al*., 2005)。**甘蓝夜蛾化**

学感受蛋白在喙上的感受器淋巴液表达，可能具有部分嗅觉和味觉功能，有利于食物选择和产卵场所识别(Nagnan-Le *et al*., 2000)；在触角毛形感器和性腺中分布有化学感受蛋白 CSP MbraA 和 CSP MbraB，并且 CSP MbraA6 具有明显的构像变化和配体结合协调性，表明 CSPs 能够运输性信息素、气味分子、脂肪酸等疏水性化合物通过不同的水溶性介质，如感受器淋巴腔和性腺细胞液，到达特定受体(Lartigue *et al*., 2002；Campanacci *et al*., 2003)，引发受体对化学物质的识别，诱导化学信号传导(Jacquin-Joly *et al*., 2001)。烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 3 种化学感受蛋白 Hvir CSP1、Hvir CSP2、Hvir CSP3 之间有 50%的同源性，并且 Hvir CSP1 mRNA 在成虫羽化前 5 天就能检测到，在第 3 天迅速增加，并在整个成虫阶段保持高水平，与接触化学感受发挥作用的时间一致(Picimbon *et al*., 2001)。

(3)感觉神经元膜蛋白：鳞翅目昆虫感觉神经元膜蛋白(sensory neuron membrane proteins，SNMPs)为触角特异性蛋白，最先从多音大蚕蛾 *Antheraea polyphemus* 触角 cDNA 文库中克隆出来，分布在树突纤毛的感受器膜上，在嗅觉神经元上特异性表达(Vogt，2003)。SNMPs 属 2 个跨膜蛋白受体，有翻译后修饰，约有 519～525 个氨基酸，在鳞翅目昆虫气味识别过程中发挥重要作用，5 种鳞翅目昆虫的 SNMPs 被鉴定出来，包括 SNMP1 和 SNMP2 两种亚型，其中 SNMP1 的氨基酸序列相似性为 68%～73%，而 SNMP1 与 SNMP2 的氨基酸序列只有 26%～27%的同源性。多音大蚕蛾 SNMP1 分子量为 67 kD，在雌雄虫中都能表达，在性信息素感受器毛形感器和植物挥发物感受器锥形感器的树突膜上均有表达，但在毛形感器上尤其是在受神经支配的外树突节上表达量较多，位于气味信息编码的重要区域，在处理气味信息过程中也许起到枢纽作用，参与信号识别或运输气味信息到嗅觉受体神经元。NCBI(美国国立生物技术信息中心，National Center for Biotechnology Information)氨基酸序列 BLAST 比对(基本局部相似性比对，basic local alignment search tool)结果表明，SNMP1-*Msex*、SNMP2-*Msex*、SNMP1-*Bmor*、SNMP-*Hvir* 及 SNMP1-*Apol* 与其他的一些 CD36(膜糖蛋白)家族成员有显著的氨基酸序列同源性。通过 Northern blot 分析，利用标记的反义 RNA 探针对 SNMP1-*Msex* 和 SNMP2-*Msex* mRNA 的组织特异性定位，只有雌雄性触角中检测到杂交信息，而从足、翅、肠、头及胸神经节分离出来的 mRNA 都没有检测到杂交信息。SNMP1-*Msex* mRNA 在成虫羽化前 48 h 时，表达水平较低，羽化前 24 h 时迅速增加，并能一直保持到羽化后 24 h，而烟草天蛾羽化 24 h 之内可进行交尾，因此 SNMP1-*Msex* 表达的时序反应与成虫嗅觉识别阶段同时，表明具有嗅觉功能(Rogers *et al*., 2001a)。SNMP1 也许能够与气味复合体发生作用，使复合体在膜表面形成稳定结构，从而利于气味分子传输到邻近的受体蛋白上(Rogers *et al*., 1997)。综上所述，SNMPs 的特异性表达表明这种蛋白与嗅觉感受神经元的功能有关；在后期发育和成虫阶段的表达表明与嗅神经元的气味识别有关；与 CD36 膜蛋白受体家族的相似性，表明有类似受体的功能(Rogers *et al*., 2001b)。但最近的研究表明，SNMPs 在棉铃虫触角、喙、下唇须、下颚须均有表达，这种空间表达情况表明，SNMPs 不是触角特异性蛋白，它不仅参与棉铃虫的嗅觉识别，而且还参与味觉识别(苏宏华等，2007)。

1.2.3　信息传导、加工处理及整合输出：受体电位经树突扩散至嗅觉感受细胞的细胞体，感受神经元的轴突汇集在一起，沿轴突传导到中枢神经系统(central nervous system，CNS)。在中枢神经系统中，嗅觉受体神经元的轴突直接伸入中脑(deutocerebrum)，中脑由两个不同的区域组成，一个是触角叶(antennal lobe，AL)，另一个是触角机械运动中心(antennal mechanosensory and motor centre，AMMC)(Røstelien，2005)。进入中枢神经系统后，嗅觉受体神经元将其轴突传递的信息首先汇入嗅觉气味编码的第一级中枢——位于中脑的触角叶内，触角叶占据蛾类整个脑容积的 25%，触角叶内的神经元主要有嗅神经元、输出神经元、局部神经元、离心神经元四种，它们之间的关系复杂，有增效作用也有抑制作用(Carlsson，2003)。触角叶外围由众多神经纤维球(glomeruli)组成，神经纤维球是处理气味信息的基本功能单位，功能相近的嗅神经元发生重组进入一个神经纤维球，从而导致了原始信号的放大和背景噪音的降低(Barnea *et al*., 2004；Feinstein *et al*., 2004)。在植食性的鳞翅目昆虫中，很多研究表明，在处理性信息素信息和植物气味信息时其神经纤维球的模式不同。雌性烟草夜蛾 *Helicoverpa assulta* 和雌、雄性烟芽夜蛾触角叶里神经纤维球的数量分别为 65、66 和 62，这两种蛾类的雄性触角叶里都有一个由 3～4 个神经纤维球组成的巨大神经纤维球复合体(macroglomerular complex，MGC)来处理性信息素信息，而雌性触角叶里有两

个扩大型神经纤维球（large glomerulus），对信息素敏感（Berg *et al*.，2002；Hillier *et al*.，2006）。60～62个普通神经纤维球处理与植物气味相关的信息，且普通神经纤维球在雌雄两性中均存在。在触角叶中，这些神经纤维球类型接受和处理触角感受神经元传递来的嗅觉信息（Mustaparta，2002）。

在神经纤维球内嗅神经元的轴突与触角叶内的神经元发生突触联系，突触内的通信依赖于神经递质的释放和接受，鳞翅目昆虫主要的神经递质有γ-氨基丁酸（GABA）（Umesh and Gill，2002）、章鱼胺（octopamine）（Dacks *et al*.，2005）等。在雄性家蚕触角毛形感器中含有性信息素成分家蚕醇和家蚕醛敏感神经元，注射章鱼胺能够显著增加由它们引起的受体电位和动作电位的振幅，认为可能是章鱼胺能够通过影响信号传导途径直接作用于受体神经元，或者通过调节位于辅助细胞膜上的V-ATP酶来影响跨上皮电位（Pophof，2000，2002）。类似的反应在卷蛾科（Stelinski *et al*.，2003）、夜蛾科（Grosmaitre *et al*.，2001）昆虫也有发现，证明章鱼胺能够增加嗅觉感受神经元的兴奋性。

局部神经元协调信息编码，而输出神经元在众多神经纤维球中都有分支，其轴突从触角叶内收集信息后传入下一级中枢——前脑（protocerebrum），前脑中分布有蕈状体（mushroom body），对气味有学习和记忆功能（Heisenberg，2003）。前脑有不同的触脑通道，如烟草天蛾有5个触脑通道（Anton and Homberg，1999），不同的嗅觉信息送到不同的部位。在鳞翅目尤其是蛾类中，从触角叶传到前脑的信息主要通过3个触脑通道，即内触脑通道、外触脑通道、中触脑通道（Rø *et al*.，2003）。动作电位脉冲的频率变化为中枢神经系统提供了有关气味的质、量、持续时间和时空动态等信息的编码，中枢神经系统对这些信息进行解码与整合，当达到某个阈值时便诱导动作电位的释放，参与产生嗅觉高级功能的过程，向运动神经元发出指令，使昆虫做出相应的反应（Rospars *et al*.，2003；雷宏等，2005；赵新成和王琛柱，2006）。

1.2.4 信息编码及感受谱：一般认为有"标记线型"和"交叉纤维型"两种编码方式（赵新成等，2003），性信息素信息在蛾类MGC中以组合方式编码，即首先，MGC的每一个亚结构识别特定的成分，因此信息从感受神经元传入MGC亚结构通过"标记线型"编码；其次，通过"交叉纤维型"编码对比不同成分，感知是种间还是种内信息素，从而使昆虫做出相应的行为反应（Galizia *et al*.，2000）。鳞翅目昆虫化学感受器的感受谱也有物种特异性，没有感受谱完全一致的两个种。用单细胞记录法对烟草天蛾、嗅神经元的反应谱进行测定，几乎每个嗅神经元都对供试的气味分子有着不同程度的选择性（Shields and Hildebrand，2001；Hillier *et al*.，2006）。由于这种特有的感受系统，使得昆虫在生理上能特异性地区别寄主和非寄主植物，更有效的寻找配偶。此外，昆虫感受谱还受许多因素影响，如虫龄、发育阶段、营养状况、时间、经历等（Renwick，2001）。烟草天蛾学习经历能够导致触角叶对气味信息的时空编码进行重组（Daly *et al*.，2004）。嗅觉感受谱常常重叠，这对于感受植物挥发物的嗅神经元是普遍而且必要的，重叠的感受谱使得昆虫在交叉纤维编码过程中能够对气味的质和量做出识别（Todd and Baker，1999），而棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、烟芽夜蛾、烟草天蛾，这三种昆虫中的五种类型感受神经元的分子感受图谱较窄，且互相不重叠，分别对一种关键化合物敏感，表明这些植物气味信息是根据'标记线型'而不是'交叉纤维型'途径在大脑中编码的（Stranden，2003）。鲜食葡萄小卷蛾 *Lobesia botrana* 含有60～65个神经纤维球，嗅觉感受神经元对多种植物挥发物的感受谱不同（Masante-Roca *et al*.，2002）。在烟芽夜蛾触角叶中，一种气味物质可以激活多个神经纤维球，同样，一个神经纤维球也可以感受不同的挥发物成分（Skiri *et al*.，2005）。苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* 对植物挥发物梨酯的触角反应强烈（Ansebo *et al*.，2004），它对植物挥发物梨酯和性信息素可得蒙 codlemone 之间的增效作用表明神经系统对这两种物质的信号感知和加工途径相同（Yang *et al*.，2005）。

此外，蛾类嗅觉感受具有节律性，尤其是信息素通讯（Mazor and Dunkelblum，2005；Silvegren *et al*.，2005），已经发现在西非蛀茎夜蛾触角中性信息素蛋白和普通气味结合蛋白的表达受性别和昼夜节律的影响（Konstantopoulou *et al*.，2006），推测蛾类触角上具有昼夜节律表达的基因，并且在甘蓝夜蛾触角中鉴定出两种 clock 基因（Merlin *et al*.，2006）。

1.3 气味分子的失活

气味分子通过气味结合蛋白或化学感受蛋白运载到达树突膜与受体位点发生作用后，必须迅速变为失活状态，才能保障受体神经对随后气味刺激作出及时和准确的反应。目前，关于气味分子失活原

理有两种解释，一种认为是降解酶（odorant-degrading enzymes，ODEs）的作用，已在不同鳞翅目昆虫中发现醛氧化酶、谷胱甘肽转移酶、酯酶等降解酶（Rybczynski *et al*.，1990；Rogers *et al*.，1999；Ishida and Leal，2002）。鳞翅目昆虫性信息素通常是一些化学物质的混合物，一般包括直链酯、醛、醇等，这些物质的存在及丰富表达确保了化学通讯的特异性，形成种间生殖隔离。气味分子的酶降解是一种生物需要，以阻止嗅觉受体受到连续不断的刺激，干扰化学信息的及时编码，保护感受神经元不受空气中有害分子的刺激。甘蓝夜蛾气味降解酯酶 Mbra-EST 在触角毛形感器表达，表明这类酶能降解性信息素及含醋酸盐类植物挥发物（Maïbèche-Coisne *et al*.，2004）；利用 PCR 技术已经克隆出 CYP4L4 和 CYP4S4 两种细胞色素酶 P450 系的编码基因，其中 CYP4L4 在对植物气味敏感的毛形感器中大量表达，对清除气味分子起作用（Maïbèche-Coisne *et al*.，2002）；首次分离出醛氧化酶部分 cDNA，在雌雄触角嗅觉感受器中表达，原位杂交实验显示出细胞标记位于毛形感器嗅觉神经元或辅助细胞基部，同时在感受器淋巴腔内表达，表明能够降解醛类气味分子，如性信息素或植物挥发物（Merlin *et al*.，2005）。此外，柑桔凤蝶 *Papilio xuthus* 化学感受器中也发现细胞色素酶 P450 和谷胱甘肽转移酶，参与气味分子降解（Ono *et al*.，2005）。

还有一种解释是气味分子与受体结合的结果，即气味分子进入孔腔首先在孔道末端与还原型的 OBPs 发生特异性结合，穿过水溶性的感受器淋巴液，在与神经树突膜上的受体部位相互作用过程中催化形成氧化型 OBPs，氧化型 OBPs 则不能继续与受体作用，气味分子也就失去了刺激效力（Kaissling，1998，2001）。有学者还将气味分子与蛋白结合、受体激活以及气味分子失活这一系列过程的剂量反应进行了模式化（Kaissling and Rospars，2004）。

综上所述，鳞翅目昆虫嗅觉感受是一个非常复杂的过程，涉及第二信使产生、离子通道开启及嗅觉感受相关蛋白的协同作用，昆虫对嗅觉信息的识别机理和传导机制还有待于从分子水平进一步深入研究。

2 鳞翅目昆虫味觉感受器及其感受机理

2.1 味觉感受器的类型

味觉感受器通过与植物体的直接接触来感知植物体所含的非挥发性物质的性质，最典型的特征是感受器顶端开口，神经元以不分枝的树突伸入其中，允许外界非挥发性物质从顶孔进入感觉腔内刺激受体神经元（Kvello *et al*.，2006）。鳞翅目昆虫成虫口器上约有 200 个味觉感受器（严福顺，1995），但由于成虫一般不以口器取食危害，因而成虫口器上的味觉感受器常不被人们所重视，相反，鳞翅目幼虫的取食行为与农林业生产密切相关，也是人们防治的主要对象。

目前研究最多也是鳞翅目最典型的味觉感受器是幼虫口器上的栓锥形感受器（styloconica sensilla）。鳞翅目许多种幼虫下颚须上的味觉感受器内都有不同的感受细胞，能感受不同化合物的刺激，如杂食性鳞翅目昆虫灯蛾 *Grammia geneura* 幼虫口器每边有 30 ~ 35 个味觉感受神经元（Bernays *et al*.，2000），口器上的中栓锥形感器和侧栓锥形感器的 8 个味觉感受器可对氨基酸、梓醇、碳水化合物、糖、盐等物质产生反应（Bernays and Chapman，2001，2004）。家蚕 *Bombyx mori*，灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis*、欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 的中栓锥形感器和侧栓锥形感器神经元的电生理反应表明，这三种昆虫的味觉感受器均能够一定程度地感受植物蜕皮类固醇，进而避免取食此类植物（Marion-Poll and Descoins，2002）。印楝素在棉铃虫和烟青虫 *Helicoverpa assulta* 下颚须侧栓锥形感器上可引发高的神经脉冲频率（汤德良等，2000）。烟草天蛾幼虫触角和下颚须上的味觉感受器能够协调取食喜好，其中下颚须上中栓锥形感器和侧栓锥形感器及咽上感器包含有 22 个味觉感受细胞，并且第一次发现其幼虫触角具有协调拒绝取食非寄主植物的功能（de Boer，2006）。小菜蛾 *Plutella xylostella* 中栓锥形感器对白花菜子甙、芥子甙、芥甙敏感，侧栓锥形感器对葡萄糖、果糖、蔗糖敏感（van Loon *et al*.，2002）。灯蛾 *Utetheisa ornatrix* 通过取食，从寄主植物中获取生物碱作为化学防御物质，并能将这种物质合成为性信息素成分，通过交尾传递给雌性，电生理记录表明，幼虫中栓锥形感器和侧栓锥形感器含有对生物碱敏感的味觉感受神经元（Bernays *et al*.，2003）。

幼虫取食行为具有可塑性，取食经历决定了鳞翅目幼虫栓锥形感器对许多植物化合物的化学感受反应（del Campo *et al*.，2001）。烟草天蛾只有当味觉感受细胞接受足够的化学感受信息时才能形成专性取食行为，否则，幼虫将是多食性的（del Campo and Renwick，2000；del Campo and Miles，2003），神

经记录表明，其中栓椎形感器和侧栓椎形感器含有味觉敏感细胞(Glendinning *et al*.，2000)。云杉卷叶蛾幼虫下颚须上有 8 个味觉感受器，其中包含糖敏感神经元，其生理特征与幼虫口器上的侧栓锥形感器的糖敏感神经元不同，口器上不同味觉感器的多个神经元对同一味觉刺激的化学感受信息的输入与幼虫取食习性有关系(Albert，2003)。碘苯在雌性家蚕感受细胞调谐苯甲酸时有抑制和刺激的双重作用(de Brito Sanchez and Kaissling，2005)。鳞翅目幼虫味觉细胞敏感性随着发育阶段、时间、取食经历发生变化，取食不同寄主植物的幼虫对植物刺激的总脉冲频率有显著差异，以含有最低水平取食抑制剂或促进剂的人工饲料喂养鳞翅目幼虫，也表现出味觉细胞感受性降低，而取食含缺乏促进剂的食物后，感受细胞变得对糖敏感，这种现象表明，诱导了不同的传导途径(Schoonhoven and van Loon，2002)。

2.2 味觉感受机理

揭示味觉感受神经元在中枢神经系统中的编码过程有助于我们更好地理解鳞翅目昆虫不同的取食行为，但是目前国内外对味觉感受机理的研究较少，已有的果蝇分子学和生理学研究表明，味觉受体和嗅觉受体一样，也属于 G 蛋白偶联受体家族(Clyne *et al*.，2000)。与嗅觉编码方式一样，“标记线型”和“交叉纤维型”也被用来解释味觉神经编码，第一种类型是寡食性鳞翅目昆虫利用植物次生物质为“记号”识别寄主植物的编码方式，而“交叉纤维型”则用来解释大部分幼虫面对不同质的食物资源时所作出选择的编码方式，并且味觉细胞的反应将会受到其他同时存在的植物成分的影响(Schoonhoven and van Loon，2002)。这表明，复杂物质的刺激产生的反应不同于单一物质刺激所产生的反应，也许，感受器淋巴腔内的营养成分能够反映血淋巴成分，特殊营养反馈机制的存在使鳞翅目昆虫对特殊食物成分更加敏感，从而调控味觉细胞的反应。多食性灯蛾幼虫中栓锥形感器对糖、氨基酸敏感，但在饲喂含有不均衡的碳水化合物和蛋白质的人工饲料后，感器上味觉细胞的反应发生了变化(Bernays *et al*.，2004)。最近的研究表明，鳞翅目幼虫能够通过巧妙地改变味觉感受，摄入有毒物质来防御内寄生物及其捕食者(Elizabeth and Michael，2005；Hristov and Conner，2005)。

昆虫取食行为依赖于味觉刺激和机械刺激的共同作用，味觉感受器要想对味觉刺激做出反应就必须首先接触到物质表面，对机械感受信息进行编码，因此，在味觉感受器中常常是机械运动感受神经元和味觉感受神经元同时存在，味觉感受神经细胞的激活也意味着机械感受信息的输入。烟芽夜蛾口器上的每个栓锥形感器包含 3～4 个感觉神经元，即 1 个机械感受神经元和 2～3 个味觉感受神经元，在对食物资源“判定”过程中，味觉感受神经元能够感受食物“质”的信息，而机械感受神经元能够向运动神经元输入信息，指导“喙”的运动。应用荧光染料示踪法跟踪烟芽夜蛾触角和喙上具有伸鼻反射(proboscis extension reflex，PER)行为的味觉感受神经元的轴突在中枢神经系统中的发射路径，结果显示，被标记的轴突是从位于食管下神经节(suboesophageal ganglion，SOG)/后脑中位置相近但截然不同的两个区域的两个附属物中发射，且触角上味觉感受神经元轴突的发射位置位于喙上味觉感受神经元轴突的发射位置的侧后方；电生理记录表明，机械刺激和化学刺激能够引起触角上味觉感受器中一个机械感受神经元和几个味觉感受神经元的反应(Jørgensen *et al*.，2006)。共焦激光扫描显微镜表明，烟芽夜蛾喙上的味觉感受神经元轴突有两种发射方式，第一种从身体同侧伸入背部食管下神经节/后脑，第二种从腹面两侧伸入神经纤维网前表面的食管下神经节/后脑(Kvello *et al*.，2006)。高等昆虫中食管下神经节和后脑无明显界限，正是由于口器上三个神经节即上颚神经节(mandibular nerve)、下颚神经节(maxillary nerve)、下唇神经节(labial nerve)不同程度的融合导致了 SOG 的复杂性。SOG 除了接收来自口器上味觉感受器的信息外，也接收来自其他部位的味觉信息，也许，每个味觉感受器中的机械和化学感受神经细胞都能够为 SOG 输入味觉感受编码信息(Mitchell *et al*.，1999)。

配体与受体的结合引发信号传导，如烟草天蛾幼虫口器上 8 对味觉感受细胞的感受谱各不相同，外围味觉感受系统的时间编码能够协调分布在口器上的中栓锥形感器、侧栓锥形感器、咽上感器的三对苦味敏感细胞对水杨甙、咖啡因、马兜铃酸的识别(Glendinning *et al*.，2006)。中枢神经系统识别来自同一味觉细胞不同信号途径的味觉输入信息(Glendinning *et al*.，2002)，如 10 mmol/L 肌糖能够抵消 10 mmol/L 咖啡因所产生的抑制作用(Glendinning *et al*.，2000)，在中枢神经系统中兴奋性和抑制性信息得到整合，将电位传送到脑中，最终决定鳞翅目昆虫取食与否。

由此可见，鳞翅目昆虫味觉感受机理不像嗅觉

感受机理那样研究的深入，味觉信息传导的分子机制尚处在摸索阶段，我国在这方面的研究开展得较少，可以作为今后昆虫化学生态研究的一个比较空白的领域。

3　展望

鳞翅目昆虫在化学通讯中能够利用其精确的化学感受器检测到来自寄主的信息，尤其是能够感受到极低浓度的性信息素信息，完成觅食、求偶、产卵、选择栖境、寻找寄主等行为。随着实验技术的不断发展，今后应进一步加强对鳞翅目昆虫与外界化学通讯、与植物信息联系的理论研究，深入探索昆虫行为反应的本质并最终应用于实践，开辟昆虫行为控制剂新领域。利用昆虫的感受特性，设计性信息素类似物或嗅觉抑制剂等行为控制剂，在外围嗅觉系统中选择性干扰化学信息的识别、运输、降解等编码过程，从而达到监测、防治害虫的目的(Plettner，2002)**。如利用人工合成的性信息素诱捕棉铃虫已取得了很好的效果**(Su *et al*.，2006)**。此外，昆虫仿生也将有着广阔的应用前景，会为人类做出更大的贡献，模仿鳞翅目昆虫嗅觉系统制成的仿生机器蛾，已经成功应用到实践中进行定位、监测(王琛柱和赵新成，**2005)**。**

参 考 文 献 (References)

Albert PJ，2003. Electrophysiological responses to sucrose from a gustatory sensillum on the larval maxillary palp of the spruce budworm，*Choristoneura fumiferana* (Clem.)(Lepidoptera：Tortricidae). *J. Insect Physiol*.，49(8)：733 – 738.

Anderson P，Hallberg E，Subchev M，2000. Morphology of antennal sensilla auricillica and their detection of plant volatiles in the Herald moth，*Scoliopteryx libatrix* L. (Lepidoptera：Noctuidae). *Arthropod Struct. Dev*.，29：33 – 41.

Ansebo L，Coracini MDA，Bengtsson M，Liblikas I，Ramírez M，Borg-Karlson AK，Tasin M，Witzgall P，2004. Antennal and behavioural response of codling moth *Cydia pomonella* to plant volatiles. *J. Appl. Entomol*.，128(7)：488 – 493.

Ansebo L，Ignell R，Löfqvist J，Hansson BS，2005. Responses to sex pheromone and plant odours by olfactory receptor neurons housed in sensilla auricillica of the codling moth，*Cydia pomonella* (Lepidoptera：Tortricidae). *J. Insect Physiol*.，51：1 066 – 1 074.

Anton S，Homberg U，1999. Antennal lobe structure. In：Hansson BS ed. Insect Olfaction. Springer，Berlin. 97 – 124.

Asaro C，Sullivan BT，Dalusky MJ，Berisford CW，2004. Volatikes associated with preferred and nonpreferred hosts of the nantucket pine tip moth，*Rhyacionia frustrana*. *J. Chem. Ecol*.，30(5)：977 – 990.

Barnea G，O'Donnell S，Mancia F，Sun X，Nemes A，Mendelsohn M，Axel R，2004. Odorant receptors on axon termini in the brain. *Science*，304：1 468.

Berg BG，Galizia CG，Brandt R，Mustaparta H，2002. Digital atlases of the antennal lobe in two species of tobacco budworm moths，the Oriental *Helicoverpa assulta* (male) and the American *Heliothis virescens* (male and female). *J. Comp. Neurol*.，446：123 – 134.

Bernays EA，Chapman RF，Singer MS，2000. Sensitivity to chemically diverse phagostimulants in a single gustatory neuron of a polyphagous caterpillar. *J. Comp. Physiol*.，A186：13 – 19.

Bernays EA，Chapman RF，2001. Taste cell responses in the polyphagous arctiid，*Grammia geneura*：towards a general pattern for caterpillars. *J. Insect Physiol*.，47：1 029 – 1 043.

Bernays EA，Chapman RF，Lamunyon CW，2003. Taste receptors for pyrrolizidine alkaloids in a monophagous caterpillar. *J. Chem. Ecol*.，29(7)：1 709 – 1 722.

Bernays EA，Chapman RF，2004. Variability of gustatory responsiveness to phenylalanine in the generalist caterpillar，*Grammia geneura* (Lepidoptera，Arctiidae). *J. Insect Physiol*.，50：1 113 – 1 120.

Bernays EA，Chapman RF，Singer MS，2004. Changes in taste receptor cell sensitivity in a polyphagous caterpillar reflect carbohydrate but not protein imbalance. *J. Comp. Physiol*.，A190：39 – 48.

Breer H，2003. Sense of smell：recognition and transduction of olfactory signals. *Biochem. Soc. Trans*.，31：113 – 116.

Campanacci V，Lartigue A，Hällberg BM，Jones TA，Giudici-Orticoni MT，Tegoni M，Cambillau C，2003. Moth chemosensory protein exhibits drastic conformational changes and cooperativity on ligand binding. *PNAS*，100(9)：5 069 – 5 074.

Carlsson MA，2003. A sensory map of the odour world in the moth brain. Doctoral diss. Dept. of Crop Science，SLU. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae*，Agraria，416：1 – 45.

Christensen TA，Pawlowski VM，Lei H，Hildebrand JG，2000. Multi-unit recordings reveal contextdependent modulation of synchrony in odor-specific neural ensembles. *Nat. Neurosci*.，3(9)：927 – 931.

Clyne PJ，Warr CG，Carlson JR，2000. Candidate taste receptors in *Drosophila*. *Science*，287：1 830 – 1 834.

Dacks AM，Christensen TA，Agricola HJ，Wollweber L，Hildebrand JG，2005. Octopamine-immunoreactive neurons in the brain and subesophageal ganglion of the hawkmoth *Manduca sexta*. *J. Comp. Neurol*.，488(3)：255 – 268.

Daly KC，Christensen TA，Lei H，Smith BH，Hildebrand JG，2004. Learning modulates the ensemble representations for odors in primary olfactory networks. *PNAS*，101(28)：10 476 – 10 481.

de Boer G，2006. The role of the antennae and maxillary palps in mediating food preference by larvae of the tobacco hornworm，*Manduca sexta*. *Entomol. Exp. Appl*.，119：29 – 38.

de Brito Sanchez MG，Kaissling KE，2005. Inhibitory and excitatory effects of iodobenzene on the antennal benzoic acid receptor cells of the female silk moth *Bombyx mori* L. *Chem. Senses*，30：435 – 442.

del Campo ML，Miles CI，2003. Chemosensory tuning to a host recognition cue in the facultative specialist larvae of the moth *Manduca sexta*. *J. Exp. Biol*.，206：3 979 – 3 990.

del Campo ML，Miles CI，Schroeder FC，Muellerk C，Booker R，Renwick JAA，2001. Host recognition by the tobacco hornworm is mediated by a host plant compound. *Nature*，411：186 – 189.

del Campo M，Renwick JAA，2000. Induction of host specificity in larvae of *Manduca sexta*：chemical dependence controlling host recognition and developmental rate. *Chemoecology*，10：115 – 121.

Dey S，1999. Scanning electron microscopic detection of an unusual giant sensilla on the abdominal cuticle of muga silk worm，*Antheraea assama* Westwood（Lepidoptera：Saturniidae）. *Micron*，30：339 – 348.

Elizabeth AB，Michael SS，2005. Taste alteration and endoparasites. *Nature*，436：476.

Feinstein JS，Stein MB，Castillo GN，Paulus MP，2004. From sensory processes to conscious perception. *Conscious. Cogn.*，13（2）：323 – 335.

Galizia CG，Sachse S，Mustaparta H，2000. Calcium responses to pheromones and plant odors in the antennal lobe of the male and female moth *Heliothis virescens*. *J. Comp. Physiol.*，A186：1 049 – 1 063.

Glendinning JI，Nelson NM，Bernays EA，2000. How do inositol and glucose modulate feeding in *Manduca sexta* caterpillars. *J. Exp. Biol.*，203：1 299 – 1 315.

Glendinning JI，Davis A，Ramaswamy S，2002. Contribution of different taste cells and signaling pathways to the discrimination of" bitter "taste stimuli by an insect. *J. Neurosci.*，22（16）：7 281 – 7 287.

Glendinning JI，Davis A，Rai M，2006. Temporal coding mediates discrimination of" bitter "taste stimuli by an insect. *J. Neurosci.*，26（35）：8 900 – 8 908.

Grosmaitre X，Marion-Poll F，Renou M，2001. Biogenic amines modulate olfactory receptor neurons firing activity in *Mamestra brassicae*. *Chem. Senses*，26（6）：653 – 661.

Heisenberg M，2003. Mushroom body memoir：from maps to models. *Nat. Rev. Neurosci.*，4（4）：266 – 275.

Hillier NK，Kleineidam C，Vickers NJ，2006. Physiology and glomerular projections of olfactory receptor neurons on the antenna of female *Heliothis virescens*（Lepidoptera：Noctuidae）responsive to behaviorally relevant odors. *J. Comp. Physiol.*，A192：199 – 219.

Honson N，Johnson MA，Oliver JE，Prestwich GD，Plettner E，2003. Structure-activity studies with pheromone-binding proteins of the gypsy moth，*Lymantria dispar*. *Chem. Senses*，28：479 – 489.

Hristov N，Conner WE，2005. Effectiveness of tiger moth（Lepidoptera，Arctiidae）chemical defenses against an insectivorous bat（*Eptesicus fuscus*）. *Chemoecology*，15：105 – 113.

Ishida Y，Leal WS，2002. Cloning of putative odorant-degrading enzyme and integumental estease cDNAs from the wild silkmoth，*Antheraea polyphemus*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*，32：1 775 – 1 780.

Jacquin-Joly E，Vogt RG，Francois MC，Nagnan-Le Meillour P，2001. Functional and expression pattern analysis of chemosensory proteins expressed in antennae and pheromonal gland of *Mamestra brassicae*. *Chem. Senses*，26（7）：833 – 844.

Jacquin-Joly E，François MC，Burnet M，Lucas P，Bourrat F，Maida R，2002. Expression pattern in the antennae of a newly isolated lepidopteran Gq protein a subunit cDNA. *Eur. J. Biochem.*，269：2 133 – 2 142.

Jacquin-Joly E，Merlin C，2004. Insect olfactory receptors：contributions of molecular biology to chemical ecology. *J. Chem. Ecol.*，30（12）：2 359 – 2 397.

Jansen S，2005. Functional structure of insect odorant binding proteins（OBPs）and chemosensory proteins（CSPs）. *Chem. Ecol. Ecotox.*，1 – 40.

Jørgensen K，Kvello P，Almaas TJ，Mustaparta H，2006. Two closely located areas in the suboesophageal ganglion and the tritocerebrum receive projections of gustatory receptor neurons located on the antennae and the proboscis in the moth *Heliothis virescens*. *J. Comp. Neurol.*，496：121 – 134.

Kaissling KE，1998. Flux detectors versus concentration detectors：two types of chemoreceptors. *Chem. Senses*，23（1）：99 – 111.

Kaissling KE，2001. Olfactory perireceptor and receptor events in moths：a kinetic model. *Chem. Senses*，26：125 – 150.

Kaissling KE，2004. Physiology of pheromone reception in insects. *ANIR*，6：73 – 91.

Kaissling KE，Rospars JP，2004. Dose-response relationships in an olfactory flux detector model revisited. *Chem. Senses*，29：529 – 531.

Kalinová B，Hoskovec M，Liblikas I，Unelius CR，Hansson BS，2001. Detection of sex pheromone components in *Manduca sexta*（L.）. *Chem. Senses*，26：1 175 – 1 186.

Konstantopoulou MA，Pratsinis H，Kletsas D，Mazomenos BE，2006. Pheromone-binding protein and general odorant-binding protein of *Sesamia nonagrioides*：sex- and diel-dependent expression. *Entomol. Exp. Appl.*，119：129 – 136.

Korsching SI，2004. Olfactory receptors. *Encyclopedia Biol. Chem.*，3：149 – 154.

Kowcun A，Honson N，Plettner E，2001. Olfaction in the gypsy moth，*Lymantria dispar*，effect of pH，ionic strength and reductants on pheromone transport by pheromonebinding proteins. *J. Biol. Chem.*，276：44 770 – 44 776.

Krieger J，Klink O，Mohl C，Raming GK，Breer H，2003. A candidate olfactory receptor subtype highly conserved across different insect orders. *J. Comp. Physiol.*，A189：519 – 526.

Krieger J，Grosse-Wilde E，Gohl T，Dewer YME，Raming K，Breer H，2004. Genes encoding candidate pheromone receptors in a moth（*Heliothis virescens*）. *PNAS*，101：11 845 – 11 850.

Kvello P，Almaas TJ，Mustaparta H，2006. A confined taste area in a lepidopteran brain. *Arthropod Struct. Dev.*，35：35 – 45.

Lartigue A，Campanacci V，Roussel A，Larsson AM，Jones TA，Tegoni M，Cambillau C，2002. X-ray structure and ligand binding study of a moth chemosensory protein. *J. Biol. Chem.*，277：32 094 – 32 098.

Laue M，2000. Immunolocalization of general odorant-binding protein in antennal sensilla of moth caterpillars. *Arthropod Struct. Dev.*，29（1）：57 – 73.

Lei H，Qiu YT，Christensen TA，2005. Structure and function of insect olfaction system. In：Liu TX，Kang L eds. Entomological Research Progress and Prospect. Science Press，Beijing. 132 – 169. ［**雷宏，邱宇彤**，Christensen TA，2005. **昆虫嗅觉系统的结构与功能**. **见：刘同先，康乐主编**. **昆虫学研究进展与展望**. **北京：科学出版社**. 132 – 169］

Liu JX，Zhong GH，Xie JJ，Guan S，Hu MY，2005. Recent advances in chemosensory proteins of insects. *Acta Entomologica Sinica*，48(3)：418–426. [**刘金香，钟国华，谢建军，官珊，胡美英**，2005. **昆虫化学感受蛋白研究进展. 昆虫学报**，48(3)：418–426]

Liu YS，2006. The Inducting and Using of *Dendrolimus superans* (Lepidoptera：Lasiocampidae) to the Volatiles of *Larix gmelinii*. MSc Dissertation，Northeast Forestry University，Harbin. 1–60. [**刘英胜**，2006. **落叶松毛虫对落叶松挥发性化合物的诱导与利用. 哈尔滨：东北林业大学硕士学位论文**. 1–60]

Lou YG，Cheng JA，2001. Chemical sensory mechanisms of insects. *Chinese Journal of Ecology*，20(2)：66–69. [**娄永根，程家安**，2001. **昆虫的化学感觉机理. 生态学杂志**，20(2)：66–69]

Ma RY，Du JW，2000. Insect sensilla. *Entomological Knowledge*，37(3)：179–183. [**马瑞燕，杜家纬**，2000. **昆虫的触角感器. 昆虫知识**，37(3)：179–183]

Maïbèche-Coisne M，Jacquin-Joly E，François MC，Nagnan-Le Meillour P，2002. cDNA cloning of biotransformation enzymes belonging to the cytochrome P450 family in the antennae of the noctuid moth *Mamestra brassicae*. *Insect Mol. Biol.*，11(3)：273–281.

Maïbèche-Coisne M，Merlin C，François MC，Queguiner I，Porcheron P，Jacquin-Joly E，2004. Putative odorant-degrading esterase cDNA from the moth *Mamestra brassicae*：cloning and expression patterns in male and female antennae. *Chem. Senses*，29：381–390.

Maida R，Mameli M，Müller B，Krieger J，Steinbrecht RA，2005. The expression pattern of four odorant-binding proteins in male and female silk moths，*Bombyx mori*. *J. Neurocytol.*，34：149–163.

Marion-Poll F，Descoins C，2002. Taste detection of phytoecdysteroids in larvae of *Bombyx mori*，*Spodoptera littoralis* and *Ostrinia nubilalis*. *J. Insect Physiol.*，48：467–476.

Masante-Roca I，Gadenne C，Anton S，2002. Plant odour processing in the antennal lobe of male and female grapevine moths，*Lobesia botrana* (Lepidoptera：Tortricidae). *J. Insect Physiol.*，48：1 111–1 121.

Mazor M，Dunkelblum E，2005. Circadian rhythms of sexual behavior and pheromone titiers of tow closely related moth species *Autographa gamma* and *Cornutiplusia circumflexa*. *J. Chem. Ecol.*，31(9)：2 153–2 168.

Merlin C，FranÇois MC，Bozzolan F，Pelletier J，Jacquin-Joly E，Maïbèche-Coisne M，2005. A new aldehyde oxidase selectively expressed in chemosensory organs of insects. *Biochem. Biophysi. Res. Comm.*，332：4–10.

Merlin C，François MC，Queguiner I，Maïbèche-Coisné M，Jacquin-Joly E，2006. Evidence for a putative antennal clock in *Mamestra brassicae*：molecular cloning and characterization of two clock genes – period and cryptochrome – in antennae. *Insect Mol. Biol.*，15(2)：137–145.

Mitchell BK，Itagaki H，Rivet MP，1999. Peripheral and central structures involved in insect gustation. *Microscopy Research and Technique*，47：401–415.

Mosbach A，Campanacci V，Lartigue A，Tegoni M，Cambillau C，Darbon H，2003. Solution structure of a chemosensory protein from the moth *Mamestra brassicae*. *J. Biochem.*，369：39–44.

Mustaparta H，2002. Encoding of plant odour information in insects：peripheral and central mechanisms. *Entomol. Exp. Appl.*，104：1–13.

Nagnan-Le MP，Cain AH，Jacquin-Joly E，Francois MC，Ramachandran S，Maida R，Steinbrecht RA，2000. Chemosensory proteins from the proboscis of *Mamestra brassicae*. *Chem. Senses*，25：541–553.

Nakagawa T，Sakurai T，Nishioka T，Touhara K，2005. Insect sex-pheromone signals mediated by specific combinations of olfactory receptors. *Science*，307：1 638–1 642.

Nardi JB，Miller LA，Walden KKO，Rovelstad S，Wang L，Frye JC，Ransdell K，Deem LS，Robertson HM，2003. Experssion patterns of odorant-binding proteins in antennae of the moth *Manduca sexta*. *Cell. Tissue. Res.*，313：321–333.

Newcomb RD，Sirey TM，Jordan M，Marshall SDJ，Turner C，Greenwood DR，2003. Functional genomics of genes involved in odorant reception from the tortricid moth，*Epiphyas postvittana*. Lepidoptera Abstracts. Abstracts from Sixth International Workshop on the Molecular Biology and Genetics of the Lepidoptera. *J. Insect Sci.*，3：16，36. Available online：insectscience.org/3.36.

Ono H，Ozaki K，Yoshikawa H，2005. Identification of cytochrome P450 and glutathione-S-transferase genes preferentially expressed in chemosensory organs of the swallowtail butterfly，*Papilio xuthus* L. *Insect Biochem. Mol. Biol.*，35(8)：837–846.

Pelosi P，Calvello M，Ban L，2005. Diversity of odorant-binding proteins and chemosensory proteins in insects. *Chem. Senses*，30(Suppl.)：i291–i292.

Pelosi P，Zhou JJ，Ban LP，Calvello M，2006. Soluble proteins in insect chemical communication. *Cell. Mol. Life Sci.*，12：125–134.

Picimbon JF，Dietrich K，Krieger J，Breer H，2001. Identity and expression pattern of chemosensory proteins in *Heliothis virescens* (Lepidoptera，Noctuidae). *Insect Biochem. Mol. Biol.*，31：1 173–1 181.

Picimbon JF，2003. Biochemistry and evolution of OSD and OBP proteins. In：Blomquist GJ，Vogt RG eds. Insect Pheromone Biochemistry and Molecular Biology. New Edition. NY Academic Press，USA. 539–566.

Plettner E，2002. Insect pheromone olfaction：new targets for the design of species-selective pest control agents. *Current Medicinal Chemistry*，9：1 075–1 085.

Pophof B，2000. Octopamine modulates the sensitivity of silkmoth pheromone receptor neurons. *J. Comp. Physiol.*，A186：307–313.

Pophof B，2002. Octopamine enhances moth olfactory responses to pheromones，but not those to general odorants. *J. Comp. Physiol.*，A188：659–662.

Pophof B，van der Goes van Naters W，2002. Activation and inhibition of the transduction process in silkmoth olfactory receptor neurons. *Chem. Senses*，27(5)：435–443.

Quero C，Bau J，Guerrero A，Renou M，2004. Responses of the olfactory receptor neurons of the corn stalk borer *Sesamia nonagrioides* to components of the pheromone blend and their inhibition by a trifluoromethyl ketone analogue of the main component. *Pest Management Science*，60：719–726.

Renwick JAA，2001. Variable diets and changing taste in plant-insect relationships. *J. Chem. Ecol.*，27(6)：1 063–1 076.

Rø H，Müller D，Mustaparta H，2003. Antennal lobe interneurones of

heliothine moths involved in processing of plant odour information. In: 8th European Symposium for Insect Tast and Olfaction (8th ESITO), Harstad, Norway.

Rogers ME, Jani MK, Vogt RG, 1999. An olfactory-specific glutathione-S-transferase in the sphinx moth *Manduca sexta*. *J. Exp. Biol.*, 202: 1 625 – 1 637.

Rogers ME, Krieger J, Vogt RG, 2001a. Antennal SNMPs (sensory neuron membrane proteins) of Lepidoptera define a unique family of invertebrate CD36-like proteins. *J. Neurocytol.*, 49: 47 – 61.

Rogers ME, Steinbrecht RA, Vogt RG, 2001b. Expression of SNMP-1 in olfactory neurons and sensilla of male and female antennae of the silkmoth *Antheraea polyphemus*. *Cell Tissue Res.*, 303: 433 – 446.

Rogers ME, Sun Ming Lerner MR, Vogt RG, 1997. Snmp-1, a novel membrane protein of olfactory neurons of the silk moth *Antheraea polyphemus* with homology to the CD36 family of membrane proteins. *J. Biol. Chem.*, 272(23): 14 792 – 14 799.

Rospars JP, Lánsky P, Krivan V, 2003. Extracellular transduction events under pulsed stimulation in moth olfactory sensilla. *Chem. Senses*, 28: 509 – 522.

Røstelien T, 2005. Functional Characterisation of Olfactory Receptor Neurone Types in Heliothine Moths. PhD Dissertation, Norwegian University of Science and Technology (NTNU). 1 – 48.

Røstelien T, Stranden M, Borg-Karlson AK, Mustaparta H, 2005. Olfactory receptor neurons in two heliothine moth species responding selectively to aliphatic green leaf volatiles, aromatic compounds, monoterpenes and sesquiterpenes of plant origin. *Chem. Senses*, 30(5): 443 – 461.

Ruebenbauer A, 2006. Olfactory coding-from molecule to the brain. Lund University. Department of Ecology. Chemical Ecology and Ecotoxicology. Pheromone Group. Introductory Paper, 181: 1 – 41.

Rybczynski R, Vogt RG, Lerner MR, 1990. Antennal-specific pheromone-degrading aldehyde oxidases from the moths *Antheraea polyphemus* and *Bombyx mori*. *J. Biol. Chem.*, 32: 19 712 – 19 715.

Sakurai T, Nakagawa T, Mitsuno H, Mori H, Endo Y, Tanoue S, Yasukochi Y, Touhara K, Nishioka T, 2004. Identification and functional characterization of a sex pheromone receptor in the silkmoth *Bombyx mori*. *PNAS*, 101(47): 16 653 – 16 658.

Schoonhoven LM, van Loon JJA, 2002. An inventory of taste in caterpillars: each species its own key. *Acta Zoolog. Acad. Sci. Hungar.*, 48 (Supp. 1): 215 – 263.

Schneider D, 1964. Insect antennae. *Ann. Rev. Entomol.*, 9: 103 – 122.

Shields VDC, Hildebrand JG, 2001. Responses of a population of antennal olfactory receptor cells in the female moth *Manduca sexta* to plant-associated volatile organic compounds. *J. Comp. Physiol.*, A186: 1 135 – 1 151.

Silvegren G, Löfstedt C, Rosen WQ, 2005. Circadian mating activity and effect of pheromone pre-exposure on pheromone response rhythms in the moth *Spodoptera littoralis*. *J. Insect Physiol.*, 51(3): 277 – 286.

Skiri HT, Galizia CG, Mustaparta H, 2004. Representation of primary plant odorants in the antennal lobe of the moth *Heliothis virescens* using calcium imaging. *Chem. Senses*, 29: 253 – 267.

Skiri HT, Stranden M, Sandoz JC, Menzel R, Mustaparta H, 2005. Associative learning of plant odorants activating the same or different receptor neurones in the moth *Heliothis virescens*. *J. Exp. Biol.*, 208: 787 – 796.

Stelinski LL, Miller JR, Ressa NE, Gut LJ, 2003. Increased EAG responses of tortricid moths after prolonged exposure to plant volatiles: evidence for octopamine-mediated sensitization. *J. Insect Physiol.*, 49: 845 – 856.

Stranden M, 2003. Olfactory receptor neurones specified for the same odorants in three related heliothine species (*Helicoverpa armigera*, *Helicoverpa assulta* and *Heliothis virescens*). *J. Exp. Biol.*, 208: 787 – 796.

Su HH, Wang GR, Zhang YJ, Liang GM, Wu KM, Guo YY, 2007. Cloning and expression of sensory neuron membrane protein in *Helicoverpa armigera*. *Acta Entomol. Sin.*, 50(1): 7 – 13. [苏宏华，王桂荣，张永军，梁革梅，吴孔明，郭予元，2007. 棉铃虫感觉神经元膜蛋白基因克隆和表达. 昆虫学报，50(1): 7 – 13]

Su JW, Wang HT, Ge F, 2006. Female moths of cotton bollworm (Lepidoptera: Noctuidae) captured by waterbasin traps baited with synthetic female sex pheromone. *Insect Science*, 13: 293 – 299.

Tang DL, Wang CZ, Luo LE, Qin JD, 2000. Comparative study on the responses of maxillary sensilla styloconica of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* and *H. assulta* on phytochemicals. *Science in China* (*Series C*), 43(6): 606 – 612. [汤德良，王琛柱，罗林儿，钦俊德，2000. 棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 和烟青虫 *H. assulta* 幼虫下颚栓锥感器对某些化合物反应特性的比较. 中国科学，30(5): 511 – 516]

Todd JL, Baker TC, 1999. Function of peripheral olfactory organs. In: Hansson BS eds. Insect Olfaction. Springer, Berlin. 67 – 96.

Umesh A, Gill SS, 2002. Immunocytochemical localization of a *Manduca sexta* γ-aminobutyric acid transporter. *J. Comp. Neurol.*, 448(4): 388 – 398.

van Loon JJA, Wang CZ, Nielsen JK, Gols R, Qiu YT, 2002. Flavonoids from cabbage are feeding stimulants for diamondback moth larvae additional to glucosinolates: chemoreception and behaviour. *Entomol. Experi. Appl.*, 104: 27 – 34.

Vogt RG, 2003. Biochemical diversity of odor detection: OBPs, ODEs and SNMPs. In: Blomquist GJ, Vogt RG eds. Insect Pheromone Biochemistry and Molecular Biology. Elsevier Academic Press, London. 391 – 446.

Vogt RG, 2005. Molecular basis of pheromone detection in insects. In: Gilbert LI, Iatro K, Gill S eds. Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry, Pharmacology and Molecular Biology. Elsevier, London UK. 3: 753 – 804.

Wang CZ, Zhao XC, 2005. Insect olfaction and bionics. *China Nature*, 5 (3): 7. [王琛柱，赵新成，2005. 昆虫的嗅觉与仿生. 大自然，5 (3): 7]

Wang GR, Guo YY, Wu KM, 2002. Progress in the studies of antenna odorant binding proteins of insects. *Acta Entomol. Sin.*, 45(1): 131 – 137. [王桂荣，郭予元，吴孔明，2002. 昆虫触角气味结合蛋白的研究进展. 昆虫学报，45(1): 131 – 137]

Wanner KW, Willis LG, Theilmann DA, Isman MB, Feng Q, Plettner E, 2004. Analysis of the insect OS-D-like gene family. *J. Chem. Ecol.*, 30: 889 – 911.

Wanner KW，Isman MB，Feng Q，Plettner E，Theilmann DA，2005. Developmental expression patterns of four chemosensory protein genes from the Eastern spruce budworm，*Choristoneura fumiferana*. *Insect Mol. Biol.*，14：289 – 300.

Wibe A，2004. How the choice of method influence on the results in electrophysiological studies of insect olfaction. *J. Insect Physiol.*，50 (6)：497 – 503.

Wu CH，1993. Responses from sensilia on the antennae of male *Heliothis armigera* to its sex pheromone components and analogs. *Acta Entomol. Sin.*，36：385 – 389. [吴才宏，1993. 棉铃虫雄蛾触角的毛形感器对其性信息素及类似物的反应. 昆虫学报，36：385 – 389]

Yan FS，1995. Taste sensilla and electrophysiological studies of Lepidoptera. *Entomological Knowledge*，32(3)：169 – 172. [严福顺，1995. 鳞翅目昆虫的味觉感受器及其电生理研究方法. 昆虫知识，32(3)：169 – 172]

Yang ZH，Casado D，Ioriatti C，Bengtsson M，Witzgall P，2005. Peromone pre-exposure and mating modulate codling moth (Lepidoptera：Tortricidae) response to host plant volatiles. *Agri. Forest Entomol.*，7：231 – 236.

Yin SY，Sun XG，2000. Effects of semiochemicals on the correlation of plants-phytophagous insects (mites)-natural enemies. *Journal of Shandong Agricultural University* (*Natural Science*)，31(4)：441 – 445. [尹淑艳，孙绪艮，2000. 化学信息素在植物-植食性昆虫(螨类)-天敌相互关系中的作用. 山东农业大学学报(自然科学版)，31(4)：441 – 445]

Zhao XC，Wang CZ，2006. Inheritance and evolution of the sex pheromone communication system of lepidopterous moths. *Acta Entomol. Sin.*，49 (2)：323 – 332. [赵新成，王琛柱，2006. 蛾类昆虫性信息素通讯系统的遗传与进化. 昆虫学报，49(2)：323 – 332]

Zhao XC，Yan YH，Wang CZ，2003. The sex-pheromone communication system of *Heliothis*/*Helicvoerpa* species (Lepidoptera：Noctuidae). *Acta Entomol. Sin.*，46(1)：96 – 107. [赵新成，阎云花，王琛柱，2003. 实夜蛾属和铃夜蛾属昆虫性信息素通讯系统的研究进展. 昆虫学报，46(1)：96 – 107]

(责任编辑：黄玲巧)